NOTAS SOBRE EL ESQUELETO DE LOS PECES *NEOCERATODUS FOSTERI* Y *PROTOPTERUS ANNECTENS*

Por

GERMÁN GALVIS-VERGARA *

ABSTRACT

We present here a new description and drawings of the axial skeleton of *Neoceratodus fosteri and Protopterus annectens.* We discuss the differences between modern and fossil forms of lung fishes in reference to the formation of vertebrae in fossil forms and the absence of such in the modern ones except for some cartilaginous remnants in the base of the neural and haemal spines and cartilaginous segments in the tail region.

We also discuss the affinities existing between some ramifications appearing in the neural and haemal spines of the dorsal and anal fins in fossil forms such as *Scaumenacia.*

I. INTRODUCCION

De las tres familias vivientes de Dipneustos es *Neoceratodus* la menos especializada, y por esto la que mejor se presta para estudios comparativos con formas fósiles.

Aunque *Neoceratodus* ha sido objeto de diversos estudios, existe únicamente una figura completa de su esqueleto axial, hecha por Günther en 1871, junto con la primera descripción del entonces recién descubierto pez pulmonado Australiano.

* Instituto de Ciencias Naturales -
Museo de Historia Natural.

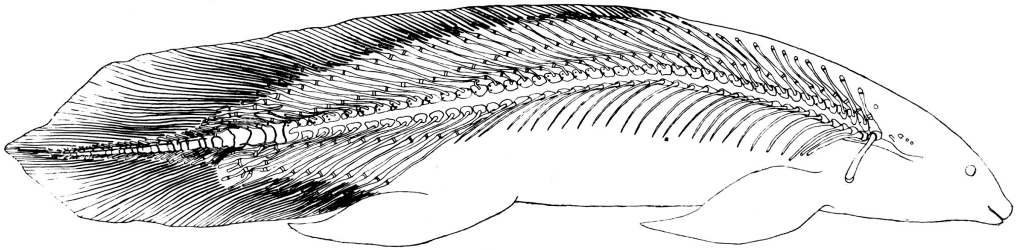

Figura I. *Neoceratodus,* vista lateral del esqueleto axial, escala 2,5:1.

Después de Günther varios autores han publicado dibujos y descripciones de diversas partes del esqueleto axial de *Neoceratodus*, con frecuencia relativos a formaciones vertebrales, a veces desde un punto de vista embriológico (Klaatsch, 1893; Fürbringer, 1904; Schauinsland, 1906; Goodrich, 1909-1930; Schmalhausen, 1916).

La intención de este trabajo ha sido ante todo lograr una nueva figura del esqueleto axial en su totalidad, para con base en esta figura poder interpretar más fácilmente los restos fósiles de peces pulmonados, que en su mayor parte son sólo fragmentos.

Como punto de comparación, se ha dibujado y descrito brevemente una figura parcial del esqueleto axial de *Protopterus annectens*.

Entre los autores que han estudiado Protopterus (Dean, 1895; Remane, 1936; Mookerjee, 1954; Percy, 1962) solamente Dean tiene una figura completa de su esqueleto axial, pero ésta es poco detallada. El esqueleto axial de los peces pulmonados fósiles ha sido reproducido en dibujos generalmente fragmentarios (Graham & Westoll, 1937; Jarvik, 1952; Denison, 1958; Schultze, 1969).

II. MATERIAL Y METODOS

Se dispuso de un ejemplar adulto de *Neoceratodus fosteri* procedente del río Dawson, Australia, de 80 cm. de longitud, conservado en alcohol. El ejemplar fue coloreado con alizarina y disectado para hacer visibles los ganglios espinales y el esqueleto axial. Una vez hecho lo cual, el ejemplar fue fotografiado y dibujado con base en las fotografías.

Se contó además con un ejemplar semidisectado pero incompleto de *Protopterus annectens*, con el cual se procedió en la misma forma hasta lograr un dibujo parcial.

Los ejemplares estudiados se encuentran en el Riksmuseet de Estocolmo.

III. DESCRIPCION

A) *Neoceratodus*.

El esqueleto axial de *Neoceratodus* se extiende hasta la parte posterior de la aleta caudal, la cual se divide en un lóbulo superior y uno inferior. El esqueleto axial es del tipo llamado Aspóndilo, y se compone de: Corda con sus capas protectoras y Basidorsales pares (que probablemente incluyen los Interdorsales).

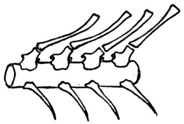

Figura II-a. *Protopterus,* detalle ampliado del esqueleto axial, donde se observan las raíces nerviosas.

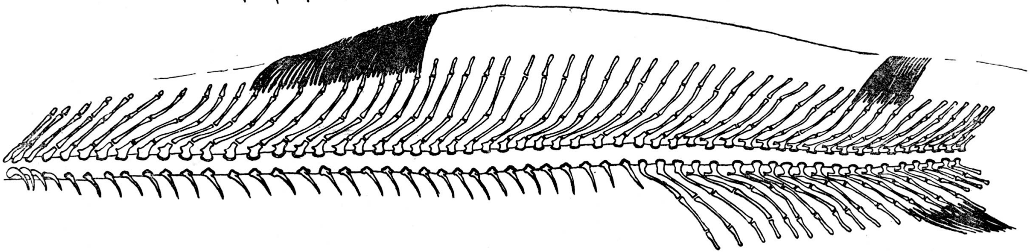

Figura II. *Protopterus,* vista lateral del esqueleto axial, escala 8:10.

Lo adecuado del término "Aspóndilo", al igual que de toda la terminología usada en esta descripción, la cual en su mayor parte es tomada de Günther, será discutido en un capítulo aparte.

La Corda se extiende a lo largo del esqueleto axial, pero no en toda su longitud. Se suele considerar que ésta termina en la parte media de la región caudal, y de allí hacia atrás el esqueleto axial está formado principalmente de elementos cartilaginosos, parecidos a segmentos que, según Günther, están constituidos por la fusión de basidorsales y basiventrales.

Percy (1962) llama esta región la cola *postcordal,* denominación que será usada en la descripción (fig. I).

CORDA: Es de consistencia gelatinosa y está envuelta por dos capas, una gruesa, la capa fibrosa, y una delgada externa, elástica externa (fig. V).

BASIDORSALIA: Por regla general un basidorsal de *Neoceratodus* está compuesto de: a) Una placa cartilaginosa, llamada cartílago basidorsal. b) Una parte superior autónoma osificada que se articula contra el cartílago basidorsal, llamada "parte osificada del basidorsal" (figs. V y VII). Cada cartílago basidorsal se fusiona con su homólogo, por encima de la médula espinal, formando la sucesión de pares fusionados al canal neural (9 y fig. V).

Las partes osificadas del basidorsal, fusionadas por pares, forman a su vez arcos a través de los cuales se extiende el ligamento longitudinal dorsal.

Cada cartílago basidorsal de la parte anterior del cuerpo visto lateralmente presenta dos agujeros: uno anterior para la raíz dorsal del nervio espinal y otro posterior para la raíz ventral (fig. VII).

En la parte posterior del cuerpo se encuentran dichos agujeros superpuestos en cada cartílago basidorsal y detrás de la parte osificada (fig. I). Esto ocurre también en la parte cordal de la región caudal, donde además se pueden observar tres de estos agujeros en un solo cartílago basidorsal.

Por lo demás, el aspecto de los basidorsales a lo largo de la parte cordal del esqueleto axial difiere muy poco de lo ya descrito.

En el primer basidorsal (que en realidad debe ser considerado como una parte del cráneo) la parte osificada está casi completamente cubierta de cartílago.

En la parte cordal de la región caudal ocurre una fusión entre las partes osificadas de los basidorsales y las espinas neurales.

En esta región se encuentran también cartílagos libres, los cuales han sido interpretados como elementos interdorsales (ver más adelante).

BASIVENTRALES: Los basiventrales de *Neoceratodus* están representados en la parte media del cuerpo por placas cartilaginosas o cartílagos basiventrales.

Estos cartílagos basiventrales (II, figs. V y VII) presentan salientes laterales contra las cuales se articulan las costillas, las cuales son bien osificadas. Los cartílagos basidorsales forman con sus homólogos una depresión a través de la cual pasa la aorta (fig. VI). Esta depresión semeja la que aparece en

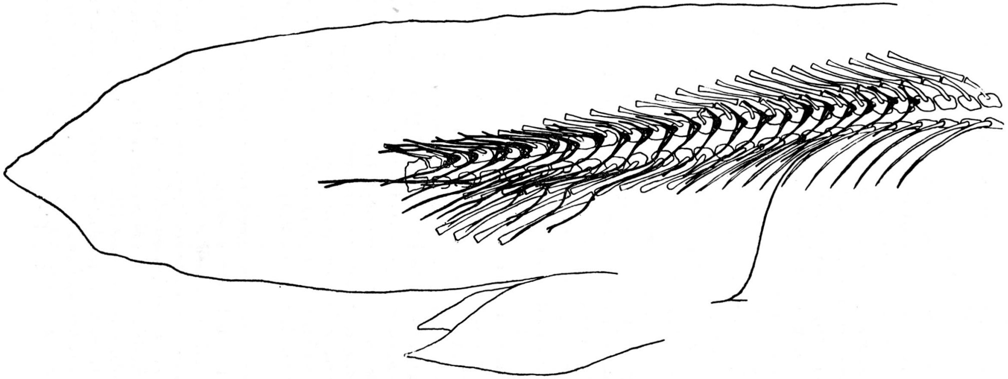

FIGURA III. Ganglios espinales de *Neoceratodus*, escala 2,5:1.

Amia y *Eustenopteron,* aunque el cartílago basidorsal de *Neoceratodus* no forma ninguna pared que separe la corda de la aorta como es el caso con *Eustenopteron.*

En la parte cordal de la región caudal (fig. I) los basiventrales están compuestos de dos partes: a) Un cartílago basiventral: éste, visto lateralmente, es más ancho que en la parte central del cuerpo. Las partes salientes en las cuales se articulaban las costillas, se acortan gradualmente para ser finalmente reemplazadas por cavidades.

b) Parte osificada: las partes osificadas que en la región caudal reemplazan las costillas se articulan contra las cavidades recién descritas y están fusionadas ventralmente con las espinas hemales. La fusión de dos de estas partes osificadas opuestas forma un arco hemal.

Los dos primeros arcos hemales en *Neoceratodus* son irregulares y abiertos ventralmente. Del lado izquierdo se encuentra la parte osificada del basiventral unida a la espina hemal. La parte osificada derecha, por el contrario, presenta el aspecto de una costilla reducida (fi. I).

Según Remane (1936, pág. 76, fig. 68), deberían encontrarse algunos elementos interventrales libres en la parte cordal de la región caudal. Tales elementos no estaban presentes en el ejemplar objeto de esta descripción.

Costillas: Las costillas de los peces pulmonados son de tipo "pleural". En *Neoceratodus* se articulan contra pequeñas prominencias en los cartílagos basiventrales, y son, con excepción de pequeños cartílagos cónicos en las articulaciones, completamente osificadas (fig. VII). Las costillas de la parte anterior del cuerpo son muy fuertes en relación con las restantes, en especial la primera o craneal, que se fija a la región occipital del cráneo. Las demás costillas son relativamente largas, arqueadas hacia abajo y parecen ser muy móviles. Las costillas presentan un pequeño saliente posterodorsal menos visible en las de la región anterior del cuerpo (fig. VI). Estas salientes funcionan probablemente como soporte muscular.

Espinas neurales y hemales, radialia: Aunque el soporte endoesqueletal de las aletas dorsales y ventrales (radialia) realmente no hace parte del esqueleto axial, está tan íntimamente relacionado a éste que se justifica plenamente el describirlo.

Goodrich (1930, pág. 87) considera que los modernos Dipneustos no presentan verdaderas espinas hemales y neurales formadas por la fusión de basidorsales y basiventrales respectivamente (ver discusión).

Espinas neurales y radiales dorsales: *Neoceratodus* presenta espinas neurales osificadas, las cuales en la parte anterior del cuerpo forman una serie libre que se articula contra las partes osificadas de los basidorsales. En la parte caudal, por el contrario, estas espinas y las partes osificadas de los basidorsales se encuentran fusionadas.

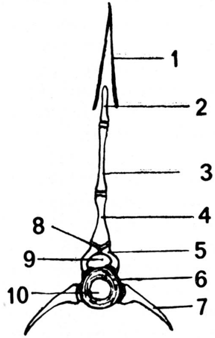

FIGURA IV. *Protopterus,* corte transversal a la altura del segmento 20, tamaño natural.

CONVENCIONES:

1) Campotrichia, 2) Radiales distales, 3) Radial proximal, 4) Espina neural, 5) Parte osificada del basidorsal, 6) Capa fibrosa, 7) Costilla, 8) Ligamento longitudinal dorsal, 9) Canal neural, 10) Corda, 11) Cartílago basiventral, 12) Foramen nervioso, 13) Depresión aórtica, 14) Saliente posterodorsal de la costilla, 15) Cartílago basidorsal.

Los radiales dorsales forman dos series, una proximal y una distal. Los elementos de la serie proximal están representados en la parte anterior del cuerpo por nódulos cartilaginosos, los cuales a partir del decimoprimer segmento se convierten en bastoncillos osificados.

Los elementos de la serie distal se articulan con los de la serie proximal. Esta serie comienza a partir del decimoprimer segmento en forma de nódulos cartilaginosos que pasan a ser bastoncillos osificados a partir del decimosexto segmento, los cuales están cubiertos en su extremo distal por los elementos biseriales (Camptotrichia) de la aleta dorsal.

Estos dos tipos de elementos (espinas neurales y radialia) toman en la región caudal un aspecto irregular ramificado (fig. I), que se discutirá más adelante.

En la parte post-cordal de la cola los elementos de estas tres series se vuelven cartilaginosos y el número de series disminuye gradualmente, hasta encontrar en el extremo posterior solamente una serie (lo referente a las distintas interpretaciones de la parte post-cordal de la región caudal se trata más adelante).

Espinas hemales y radiales ventrales: Las espinas hemales se encuentran fusionadas con las partes osificadas de los basiventrales. Los radiales ventrales forman dos series completamente similares a sus homólogas dorsales; estos elementos al final de la región cordal se ramifican.

Parte post-cordal de la región caudal: En *Neoceratodus* la corda hacia la región caudal termina en algo parecido a una concavidad de lo que se ha considerado ser una fusión de los cartílagos basidorsales y basiventrales. La supuesta fusión de estos cartílagos forma elementos compactos, los cuales, a pesar de no tener forma muy regular, constituyen unidades bien delimitadas. Cada una de estas unidades soporta una espina neural y una hemal. Tanto las unidades como las espinas son completamente cartilaginosas (como toda la parte post-cordal del esqueleto axial).

Lo que aquí ocurre evidentemente no es sólo una fusión lateral de los cartílagos basidorsales, la cual daría como resultado anillos huecos, sino que el sitio que en la parte anterior estaba ocupado por la corda es también reemplazado por cartílago, el cual no puede ser otra cosa que material inmigrado de los basidorsales y basiventrales; lo anterior indica que los elementos cartilaginosos compactos internos probablemente representan corda-centros (ver discusión). Después del quinto segmento post-cordal estos segmentos cartilaginosos se hacen bastante irregulares en cuanto a forma y tamaño; en la parte más posterior de la región caudal la fusión de estos segmentos cartilaginosos forma un urostilo.

Nervios espinales: En *Neoceratodus* los nervios espinales y sus raíces en la parte anterior del cuerpo se encuentran ordenados en la forma siguiente: la raíz ventral pasa a través de un agujero en la parte posteroventral de un

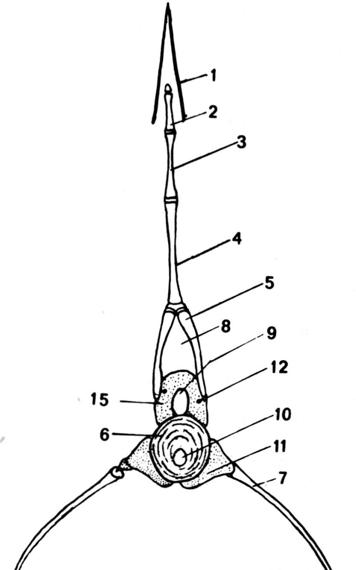

FIGURA V. *Neoceratodus,* corte transversal a la altura del segmento 16, tamaño natural.

cartílago basidorsal y se reúne con la raíz dorsal que pasa a través de un agujero en la parte anterodorsal del cartílago basidorsal siguiente (fig. VI).

Del nervio espinal, formado por la reunión de las dos raíces, se desprenden dos ramas: *ramus dorsalis* que corre a lo largo de la espina neural, *ramus ventralis* que corre a lo largo de la costilla (fig. VII a).

Cuando como en la región caudal hay dos agujeros superpuestos en el mismo cartílago basidorsal, las raíces nerviosas dorsales y ventrales provenientes de estos dos agujeros se reúnen en un nervio espinal.

En la región caudal se forman dos plexos nerviosos, uno dorsal y uno ventral, respectivamente (fig. III).

B) *Protopterus.*

Puesto que existe una gran afinidad entre *Neoceratodus* y *Protopterus,* se tratarán únicamente las diferencias existentes.

BASIDORSALES Y BASIVENTRALES.

En *Protopterus* cada basidorsal está compuesto de una parte osificada que se fija a la elástica externa por una capa delgada de cartílago.

En *Neoceratodus* forma cada par de basidorsales dos arcos, uno inferior que rodea la médula espinal y uno superior que rodea el ligamento dorsal.

En *Protopterus,* por el contrario, cada par de basidorsales forma únicamente un arco que delimita el canal neural, mientras que el ligamento dorsal pasa a través de un pequeño hueco en la parte superior del arco (figs. IV y V). En la región caudal de *Protopterus* los basiventrales se encuentran unidos a las espinas hemales (es decir, hay espinas verdaderas si consideramos como tales las partes distales de los basiventrales fusionados por pares) (fig. II).

Puesto que el cartílago basiventral en *Protopterus* se encuentra reducido a una delgada capa debajo de la parte osificada, no se presenta una depresión aórtica así como tampoco una protuberancia sobre la cual se articule la costilla como en *Neoceratodus.*

En *Neoceratodus* los cartílagos basidorsales se encuentran bastante aglomerados al punto de formar un canal neural cerrado, saliendo las raíces nerviosas a través de agujeros en los cartílagos basidorsales.

En *Protopterus* las delgadas capas de cartílago mencionadas anteriormente representan probablemente los cartílagos basidorsales, y las raíces nerviosas, en vez de salir a través de éstos, salen por los espacios existentes entre los arcos osificados (figs. II, II-a, detalle).

Los basidorsales y basiventrales de la región caudal de *Protopterus* presentan una forma de silla de montar; en *Protopterus* no se presentan interdorsales ni interventrales como elementos autónomos.

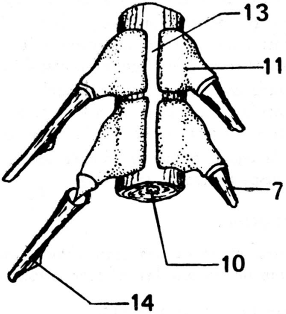

FIGURA VI. *Neoceratodus,* detalle ventral del esqueleto axial, región torácica, escala 13:10.

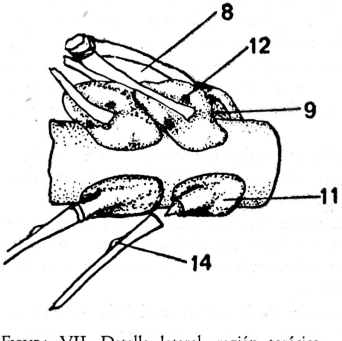

FIGURA VII. Detalle lateral, región torácica de *Neoceratodus,* escala 15:10.

COSTILLAS.

Las costillas de *Protopterus* son bastante cortas y no cubren lateralmente la cavidad torácica. Las costillas se fijan a la elástica externa por medio de delgadas capas de cartílago que probablemente corresponden a los cartílagos basiventrales de *Neoceratodus*.

ESPINAS NEURALES Y HEMALES, RADIALIA.

Estos elementos tienen un aspecto muy similar al ya descrito en *Neoceratodus*.

ZONA POST-CORDAL CAUDAL.

En el ejemplar de *Protopterus* disponible no se podía observar otra cosa que los segmentos cartilaginosos post-cordales, los cuales eran de forma cilíndrica y bastante regular.

IV. DISCUSION

Respecto a los centros cordales y pericordales.

Durante el desarrollo embrional de los peces pulmonados actuales se presenta una inmigración de células a partir de la zona esqueletógena pericordal, las cuales atraviesan la elástica externa y penetran en la capa fibrosa (estudiado por Goodrich en *Protopterus*, en *Neoceratodus* por Schauinsland).

Una inmigración similar se presenta en los Elasmobranchii, y forma parte del proceso de formación de los centros de osificación (corda centra).

Goodrich (1930, pág. II) se pregunta si la presencia de inmigración celular en estos dos grupos de peces (Elasmobranchii, Dipnoi) tiene un significado filogenético o es sólo un fenómeno de convergencia. Goodrich agrega (pág. 13) que aun cuando en los Dipneustos actuales se presenta una inmigración celular, los elementos cartilaginosos que en éstos representan centros se encuentran fuera de la elástica externa y son, por consiguiente, formaciones pericordales. Refiriéndose a los centros pericordales él hace notar (pág. 12) que en *Neoceratodus* varios anillos vertebrales fusionados forman parte de la región occipital. Considera que tales anillos (los cuales, según Günther [1871, pág. 529], se forman por fusión de los cartílagos basidorsales y basiventrales), ¿son centros pericordales?

Esto hace pensar en Mookerjee, quien describe en *Protopterus* formaciones cartilaginosas pares, "perichordal cartilages", que según él son centros pericordales (1954).

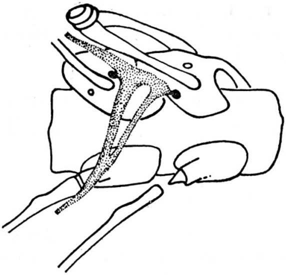

FIGURA VII-a. Nervios espinales en *Neoceratodus* (detalle).

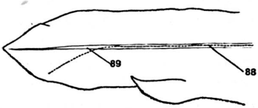

FIGURA VIII. Línea lateral de *Neoceratodus*.

Schaeffer (1967, pág. 190) se pregunta si los cartílagos basidorsales y basiventrales de *Neoceratodus* son comparables con los "perichordal cartilages" descritos por Mookerjee en *Protopterus*.

Es de notar que en el primer basidorsal de *Neoceratodus* la parte osificada se encuentra casi totalmente envuelta por el cartílago basidorsal, pero no entra en contacto directo con la elástica externa.

En algunos peces pulmonados del Devónico *(Griphognatus, Jarvikia)* se presentan verdaderas vértebras, las cuales tienen el aspecto de discos amphicoelos (Jarvik, 1952, pág. 43). Estas vértebras tienen formaciones centrales de tipo claramente pericordal; en su superficie presentan pequeñas aberturas (fig. XIII), en las cuales tenían su asiento pares de basidorsales, basiventrales e interdorsales, cuyas partes basales eran envueltas por los centros pericordales osificados. A juzgar por el número de aberturas (tres pares en cada vértebra) las vértebras son del tipo monospóndilo.

Según Jarvik (pág. 45), la parte osificada central de algunas vértebras fósiles corresponde a la capa fibrosa, y estas vértebras presentan, por consiguiente, una formación central de tipo cordal, es decir, que en estos peces como en los Selachii, cada vértebra consta de un centro cordal y otro pericordal.

Gabriel (1944, pág. 105-147) describe una inmigración celular a la capa fibrosa a través de la elástica externa en *Fundulus heteroclitus* (Teleósteo).

Según François (1966), en estados larvarios de *Salmo,* se presentan dos centros de forma anular, uno interno cordal y uno externo pericordal, de los cuales el cordal se reabsorbe posteriormente. François no observó ninguna inmigración celular, pero si tenemos en cuenta las observaciones de Gabriel, es probable que esto se deba a que él estudió estados embrionales demasiado tardíos en los cuales la inmigración celular ya había ocurrido.

¿No se podrían comparar estos dos centros de forma anular con los de las vértebras devónicas de Dipnoi y con los Selachii actuales? Si este es el caso, ¿no indica esto que la inmigración celular y la existencia de centros cordales y pericordales son características comunes a estos tres grupos (Dipnoi, Selachii, Teleostei) y tienen significado filogenético?

Jarvik (pág. 42) describe vértebras fósiles de peces pulmonados, las cuales carecen de canal cordal y aberturas para los basidorsales y basiventrales. En vértebras de ese tipo la corda ha sido eliminada para dar lugar a centros cordales.

Parece probable que sea justamente esto lo que ocurre con *Neoceratodus* en la región post-cordal caudal: el crecimiento de centros cordales en los segmentos cartilaginosos reemplaza hasta eliminar la corda durante el desarrollo embrional, en forma tal que nada queda de ésta en el estado adulto.

Percy (págs. 364-373) describe en la parte post-cordal de la cola de *Protopterus* segmentos cartilaginosos, cuya forma recuerda las vértebras amphicoelas de los peces pulmonados del Devónico; Percy (fig. I, pág. 360)

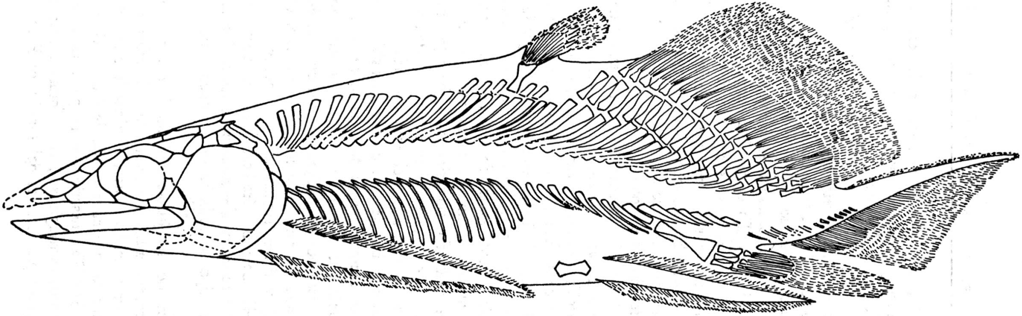

Figura IX. *Fleurantia denticulata,* según W. Graham Smith y T. S. Westoll.

muestra que los segmentos cartilaginosos tienen en *Protopterus* una posición intersegmental en relación con los miómeros, es decir, que se comportan en este aspecto como las vértebras en los demás peces. Además, Percy menciona en su descripción que la segmentación empieza inmediatamente detrás de la corda y se desarrolla gradualmente hacia atrás.

Hemos visto cómo en *Neoceratodus* justamente estos primeros segmentos post-cordales son los mejor desarrollados y fácilmente identificables a pesar de su aspecto algo irregular.

Según Remane (1936, págs. 75 y 76), aunque estos segmentos cartilaginosos son comparables con centros vertebrales carecen, a su modo de ver, de relación alguna con segmentación. Da la impresión de que él, en cuanto a los segmentos se refiere, se dejó influir demasiado por lo irregular de su aspecto.

Con base en lo expuesto sería justificado el interpretar el esqueleto axial de *Neoceratodus* y *Protopterus* en la forma siguiente: la parte llamada por Percy región post-cordal es la menos especializada de todo el esqueleto axial de los dipneustos actuales (esto al no tener en cuenta que este tipo de cola es diphicercal). En esta región post-cordal existen verdaderas vértebras.

En *Neoceratodus,* que es el menos especializado de los dipneustos actuales, estas vértebras parecen estar compuestas de dos centros: cordal y pericordal.

a) Centro pericordal, erróneamente interpretado por Günther (pág. 527) como una fusión de un basidorsal y un basiventral. Lo que anteriormente hemos llamado cartílagos basidorsales y basiventrales no son probablemente otra cosa que restos en la parte central del cuerpo de los centros pericordales, los cuales tanto en la parte caudal como en la parte occipital de la cabeza forman anillos completos (centros pericordales).

Unicamente lo que hemos llamado partes osificadas de los basidorsales y basiventrales podrían ser consideradas como verdaderos basidorsales y basiventrales.

b) Centro cordal: al interior de los centros pericordales de la región caudal, encontramos que el sitio correspondiente a la corda y sus capas protectoras se encuentra ocupado por cilindros cartilaginosos compactos; estos cilindros no son otra cosa que centros cordales, los cuales durante el crecimiento embrional reemplazaron la corda. Ya hemos visto cómo tales formaciones cordales se inician también en la parte central del esqueleto axial, pero allí no dan lugar a centros.

En *Protopterus* la regresión de los centros pericordales es más extrema. Estos aparecen únicamente en forma vestigial durante el desarrollo embrional en forma de los llamados por Mookerjee "perichordal cartilages".

Las vértebras de la región caudal de *Protopterus* están formadas únicamente por centros cordales, sobre los cuales se fijan los basidorsales y basiventrales. Hay la posibilidad de que las delgadas capas de cartílago que se

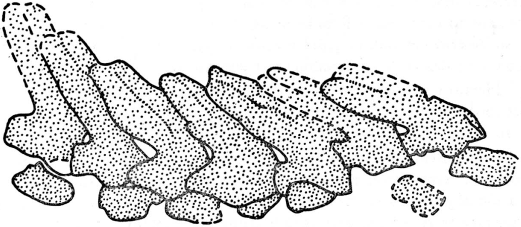

FIGURA X. Basidorsales en *Uranolopus,* según Denison.

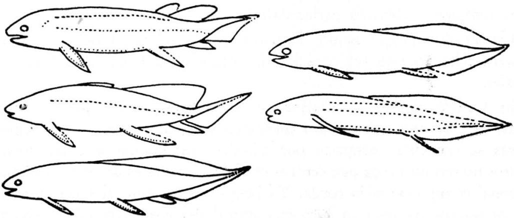

FIGURA XI. Evolución de las aletas impares en los peces pulmonados, según Graham Smith.

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
BIBLIOTECA CENTRAL

encuentran bajo los basidorsales y basiventrales puedan ser consideradas como los últimos vestigios de los centros pericordales.

Referente a elementos interdorsales de la región caudal.

Teniendo en cuenta que las vértebras de los peces pulmonados fósiles eran de tipo monospóndilo, era de esperarse en *Neoceratodus* que la raíz nerviosa ventral encontrara su salida en una posición anterior al interdorsal y la raíz nerviosa dorsal posterior a éste, lo cual no ocurre, pues cuando se presentan cartílagos interdorsales las raíces nerviosas salen a través de agujeros superpuestos situados anteriormente en relación con los interdorsales.

Esto podría indicar que los elementos considerados como interdorsales no son tales sino simplemente restos de centros pericordales.

Referente a Uranolophus.

Formaciones similares a los "interdorsales" de *Neoceratodus* pueden ser vistas en los restos fósiles del pez pulmonado del Devónico inferior *Uranolophus wyomensis* (fig. X), descritos por Denison, quien los interpretó como intercentros. Si comparamos estas formaciones con los otros centros osificados conocidos de peces pulmonados fósiles, nos damos cuenta de que los intercentros de Denison más bien podrían ser elementos interdorsales similares a los de *Neoceratodus,* y que como éstos probablemente son restos de centros pericordales (resulta más obvio el interpretarlos en esta forma y no como intercentros existentes en vértebras de tipo "raquitomo", aunque su aspecto pueda ser similar a estas últimas).

Referente a las espinas neurales.

Tal cual vimos en la descripción, las espinas neurales en *Protopterus* y *Neoceratodus* son muy similares. Si comparamos con *Fleurantia denticulata,* vemos que en esta forma del Devónico las espinas neurales se encuentran unidas a los basidorsales a todo lo largo del cuerpo, en la misma forma que en la región caudal de los peces pulmonados actuales.

Esta circunstancia indica que las espinas neurales libres articuladas con los basidorsales pares, existentes en los peces pulmonados actuales, son una especialización secundaria derivada de verdaderas espinas (figs. I y IX).

Referente a las costillas.

De acuerdo con la forma como hemos interpretado el esqueleto axial, las costillas de los peces pulmonados actuales no serían otra cosa que basiventrales modificados, los cuales se articulan con los últimos restos de los centros pericordales (cartílagos basiventrales).

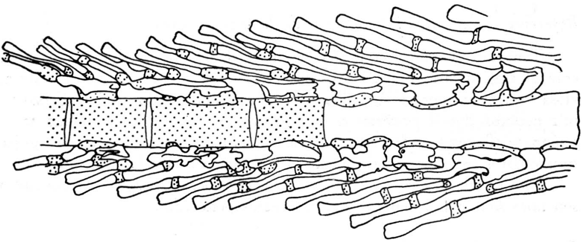

FIGURA XII. Parte post-cordal de la cola de *Protopterus,* según Percy.

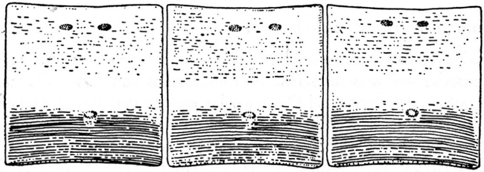

FIGURA XIII. Vértebras de peces pulmonados del devónico, según Jarvik.

Referente a las ramificaciones dorsales y ventrales de los elementos radiales.

En la parte anterior de la región caudal de *Neoceratodus,* los radiales presentan un aspecto ramificado, tanto dorsal como ventralmente. Estas ramificaciones presentan un aspecto similar al de los elementos óseos endoesqueletales de las aletas dorsal y anal de *Fleurantia denticulata,* pez pulmonado del Devónico (comparar figuras I y IX).

Lo anterior podría indicar que estos radiales ramificados en la región caudal de *Neoceratodus,* son restos reducidos de los elementos endoesqueletales de las aletas anal y dorsal. Si este es el caso, sería éste un argumento a favor de las teorías de Dollo (1895) y Graham Smith (1936) acerca del desarrollo filogenético de las aletas de los peces pulmonados. Según estas teorías sería la aleta mediana de los peces pulmonados el resultado de una fusión de las aletas: dorsal, dorsocaudal, caudal y anal, que se presentan libres en formas fósiles tales como *Dipterus* y *Fleurantia.* Un estadio intermedio entre éstas y las formas actuales lo representaría *Phaneuropleuron,* que posee una aleta anal libre (fig. XI).

Se podría también pensar que la existencia de radiales ramificados en el ejemplar disecado (fig. I), es únicamente una variación individual, puesto que Günther no observó algo parecido. Por otra parte, Percy (pág. 364) describe en *Protopterus* ramificaciones similares, justamente en la misma región caudal, y también en las figuras hechas por Fürbringer (1902) de *Neoceratodus* se pueden observar tales ramificaciones.

Para Schmalhausen (1916) la aleta mediana de los dipnoos actuales es una aleta caudal modificada y extendida; para esto se apoya en el argumento de que la musculatura de la aleta mediana no presenta una segmentación regular.

En su descripción de la región caudal de *Protopterus,* Percy (pág. 372) hace notar que si bien existen algunas irregularidades en el orden de los segmentos musculares, estas irregularidades están en concordancia con el orden en que se encuentran ganglios, radiales, basidorsales y basiventrales en la región caudal. Lo observado en *Neoceratodus* concuerda más con lo descrito por Percy que con la teoría de Schmalhausen.

Se podría agregar, además, que Graham Smith en la discusión de su teoría acerca del origen de la aleta mediana de los dipnoos actuales, manifiesta que en éstos la línea lateral con su extremo posterior delimita la aleta caudal de la por él llamada ventrocaudal (fig. IX).

En el ejemplar disecado de *Neoceratodus* la línea lateral es paralela al esqueleto axial, hasta un punto que aproximadamente corresponde a la extremidad posterior de la corda; allí se curva hacia abajo y termina ventralmente en completa concordancia con lo afirmado por Graham Smith (fig. VIII).

De lo expuesto se podría sacar la conclusión de que las ramificaciones dorsales y ventrales de los elementos radiales en la región caudal, bien podrían ser reliquias del esqueleto interno de las aletas anal y dorsal.

El autor agradece al profesor Erik Jarvik su tutoría durante la realización del trabajo, y al Riksmuseet de Estocolmo, sede de la investigación.

BIBLIOGRAFIA

DEAN, B.

1895 Fishes living and fossil. London, Macmillan Co.

DENISON, R.

1968 Early Devonian lungfishes. Fieldiana, Geol., 17: 353-413.

DOLLO, L.

1895 Sur la Phylogenie des Dipneustes. Bull. Soc. belg. Geol. Paleon. Hydr., IX: 79-128.

FRANÇOIS, Y.

1966 Structure et développement de la vertebra de Salmo et des Teleosteens. Arch. Zool. exp. gen. 107: 287-328.

FÜRBRINGER, K.

1904 Beiträge zur Morphologie des Skeletes der Dipnoer. I. Semon R., Zoologische Forschungreisen. Denkschr. med. Naturw. Ges. Jena, 4: 425-510.

GOODRICH, E.

1909 Cyclostomes and fishes. I lankester, R., A Treatise on Zoology, 9, I: XVI + I-518.

GOODRICH, E.

1930 Studies on the structure and development of vertebrates. London, XXX + I-837.

GRAHAM, SMITH W.

1936 The tail of the fishes. Proc. Zool. Soc. London, 595-608.

GRAHAM, SMITH W. & WESTOLL T. S.

1937 On a new long-headed Dipnoan fish from upper Devonian of Scaumenac P. Q., Canada, Trans. Roy. Soc. Edimb., 59: 241-266.

GÜNTHER, A.

1871 Description of Ceratodus, aggenus of ganoid fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Phil. Trans. R. Soc., 161: 511-571.

JARVIK, E.

1952 On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians, with descriptions of a new crossopterygian and a new stegocephalian from the Upper Devonian of East Greenland. Medd Grönland, 114: 1-90.

KLAATSCH,

1893 Ueber der Wirbelsäule der Dipnoer. Vern. d. Anat. Gesellsch. Göttingen.

MOOKERJEE, H. K., GANGULY, D. N. & BRAHMA, S. K.

1954 On the development of the centrum and arches in the Dipnoi Protopterus annectens. Anat. Anz. 100: 217-230.

PERCY, R.

1962 The post notochordal tail in Dipnoi and Urodela. Trans. Zool. Soc. London, 29: 559-383.

REMANE, A.

1936 Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. I Bolk Göppert., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin och Vien, Urban und Schvartsenberg, 4: 1-206.

ROMER, A. S.

1966 Vertebrate paleontology. U. Chicago Press.

SCHAEFFER, B.

1967 Osteichtian vertebrae. I Fossil vertebrates ed. Patterson, C. & Greenwood, P. H., J. Linn. Soc. (Zool.), 47: 185-195.

SCHAUINSLAND, H.

1906 Die Entwickelung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Handb. d. vergl. und esperimentellen Entwickelungslehre d. Wirbeltiere, 3: 339-572.

SCHMALHAUSEN, B.

1916 On the median fin of the Dipnoi. Revue Zool. Russe I, 3: 65-74.

SCHULTZE, H. P.

1969 Griphognathus Gross, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. Geol. et Paleontol. Marburg, 3: 21-79.

38702 — 77